



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ - UESC
PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMAS AQUÁTICOS TROPICAIS



TALITA VILELA THEDIGA

**O PAPEL ECOLÓGICO DE COMUNIDADES FOTOAUTOTRÓFICAS
EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS EM RECIFES DE CORAL**

ILHÉUS – BA
2014

TALITA VILELA THEDIGA

**O PAPEL ECOLÓGICO DE COMUNIDADES FOTOAUTOTRÓFICAS
EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS EM RECIFES DE CORAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais da Universidade Estadual de Santa Cruz, para a obtenção do título de Mestre em Sistemas Aquáticos Tropicais.

Área de concentração: Ecologia e Meio Ambiente
Orientador: Prof. Dr. Marcelo Friederichs Landim de Souza

ILHÉUS – BAHIA
2014

T375

Thediga, Talita Vilela.

O papel ecológico de comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas em recifes de coral / Talita Vilela Thediga. – Ilhéus, BA: UESC, 2014.

viii. 38f. : il.

Orientador: Marcelo Friederichs Landim de Souza.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais.

Inclui referências.

1. Ecologia dos recifes de coral. 2. Erosão. 3. Ecologia marinha. I. Título.

CDD 551.46137

DEDICATÓRIA

Aos meus pais que sempre me incentivaram
na busca pelo conhecimento.

AGRADECIMENTO

Agradeço aos meus pais pelo amor, compreensão e apoio investidos a mim durante essa jornada. Aos meus tios e tias apoiaram e também investiram nos meus estudos.

Ao meu orientador, Marcelo Landim, pela orientação e oportunidade de realizar o curso de mestrado.

A minha amiga Flora, por ter me incentivado fazer o curso de mestrado; e junto com Jeferson, por me acolher como parte de sua família.

As minhas queridas Edineusa e Adonai, por me ajudarem nos momentos de extrema dificuldade.

A Jéssica, Eline, Marilane e Manuella, por momentos tão especiais e tão inesquecíveis que lembrarei por toda a minha vida. Agradeço também a Alexandre, Patrícia e Maxwell pelo apoio moral nas horas sempre difíceis.

A Nilo, pelo companheirismo, compreensão e apoio em todos os momentos dessa jornada.

Aos meus colegas de curso, pelo apoio e presença em cada etapa desse curso.

Aos colegas do EAD, por momentos de aprendizagem e experiência do mundo acadêmico.

A Universidade Estadual de Santa Cruz pela infra-estrutura e à CAPES pela bolsa de estudos concedida.

O PAPEL ECOLÓGICO DE COMUNIDADES FOTOAUTOTRÓFICAS EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS EM RECIFES DE CORAL

RESUMO

O presente trabalho tem como objetivo discutir o papel ecológico das comunidades fotoautotróficas endolíticas e epilíticas em ambientes recifais, através de uma revisão da bibliografia existente. Os artigos mostraram que estas comunidades são responsáveis pela produção primária dos recifes de coral, como importantes componentes da cadeia trófica. Os autores afirmam que através de suas taxas metabólicas, elas podem contribuir de forma significativa ao metabolismo de todo recife, já que as comunidades epilíticas podem cobrir até 80% da superfície recifal, enquanto as endolíticas são capazes de colonizar os substratos carbonáticos. Os trabalhos corroboram que a colonização das endolíticas pode danificar estruturas do recife e, ao mesmo tempo, favorecer a calcificação por organismos calcificadores através da bioerosão. E que ambas as comunidades podem promover a dissolução ou precipitação do carbonato, através dos processos metabólicos realizados por cada uma delas. Acredita-se que a interferência dessas comunidades no ciclo do carbono pode ser a solução para futura tendência climática e condições eutróficas ambientais. A literatura aponta que comunidades endolíticas em corais vivos estabelecem uma relação de simbiose com os corais, com capacidade de auxiliá-los na recuperação durante os eventos de branqueamento, garantindo a biodiversidade dos corais mais adaptados e aclimatados. Mesmo que existam benefícios entre essas interações, a contribuição de cada organismo nessas relações ainda é desconhecida. Então a ampliação sobre o papel ecológico das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas nos recifes de corais é necessária para agregar informações importantes sobre estas comunidades, compreendendo melhor suas características e processos.

Palavras-chave: bioerosão, produtividade, interações metabólicas.

THE ECOLOGICAL ROLE OF EPILITHIC AND ENDOLITHIC PHOTOAUTOTROPHIC COMMUNITIES IN CORAL REEFS.

ABSTRACT

This paper aims to discuss the ecological role of photoautotrophic endolithic and epilithic communities in reef environments, through a review of existing literature. The articles showed that these communities are responsible for primary production of coral reefs, as important components of the food chain. The authors state that through their metabolic rates, they may contribute significantly to the metabolism of all reef way, since the epilithic communities can cover up to 80% of the reef surface, while endolíticas are able to colonize the substrates carbonate. The papers reinforce the colonization of endolithic can damage the reef structures and at the same time favoring calcification by calcifying organisms by bioerosion. And both communities can promote dissolution or precipitation of the carbonate by metabolic processes performed by each. It is believed that the interference of these communities in the carbon cycle can be the solution for future climate trends and eutrophic environmental conditions. The literature suggests that endolithic communities living corals establish a symbiotic relationship with corals, with ability to assist them in recovery during bleaching events, ensuring the biodiversity of the fittest and acclimated corals. Even if there are benefits from these interactions, the contribution of each organism in these relationships is still unknown. So expanding on the ecological role of epilithic and endolithic photoautotrophic communities on coral reefs is necessary to add important information about these communities, better understanding their characteristics and processes.

Keywords: bioerosion, productivity, metabolic interactions.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Taxas de produção bruta, produção líquida, respiração e biomassa de experimentos realizados com as comunidades epilíticas e endolíticas..... 23

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Esquematização das comunidades epilíticas e endolíticas colonizando o substrato carbonático. Adaptado de GOLUBIC; FRIEDMAN; SCHNEIDER, 1981..... 11

Figura 2 - Especificação química dos carbonatos em função do pH da água do mar com $[\text{CO}_2] = 2,1 \text{ mmol} \cdot \text{Kg}^{-1}$ e salinidade 35 a 25 °C. As barras horizontais mostram a faixa aproximada de pH na água do mar, recifes de coral e manguezais. Fonte: Souza et al. 2002..... 14

Figura 3 - Esquematização de um microerosionador multicelular utilizando a bomba de cálcio (representada pela seta vermelha). Adaptado de Garcia-Pichel, 2012..... 17

Sumário

RESUMO.....	VI
ABSTRACT	VII
1. INTRODUÇÃO	10
2. BIOEROSÃO POR COMUNIDADES ENDOLÍTICAS	13
2.1. CALCIFICAÇÃO, DISSOLUÇÃO E BIOEROSÃO EM RECIFES DE CORAL	13
2.2. MECANISMO DE DISSOLUÇÃO DE CARBONATO POR MICROEROSIONADORES	16
2.3. EFEITOS DA EUTROFIZAÇÃO E AUMENTO DA PCO ₂ SOBRE A MICROEROSÃO	17
2.4. PARTICIPAÇÃO DAS COMUNIDADES EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS FOTOAUTOTRÓFICAS NO BALANÇO ENTRE CALCIFICAÇÃO, DISSOLUÇÃO E EROSÃO.....	18
3. METABOLISMO DAS COMUNIDADES EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS.....	19
3.1. PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA	19
3.1.1. Adaptação a sombreamento.....	20
3.3. CONTRIBUIÇÃO DA PRODUTIVIDADE DAS COMUNIDADES EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS PARA A PRODUTIVIDADE RECIFAL.....	25
4. TROCAS DE METABÓLITOS ENTRE FOTOAUTOTRÓFOS ENDOLÍTICOS E CORAIS: UMA SIMBIOSE ESTENDIDA?.....	26
4.1. COMUNIDADES ENDOLÍTICAS DENTRO DE CORAIS ESCLERACTÍNEOS E HIDROCORAIS.	26
4.2. BENEFÍCIOS DA INTERAÇÃO MUTUALÍSTICA ENTRE CORAIS, ZOOXANTELAS E COMUNIDADES ENDOLÍTICAS.	28
4.3. POSSÍVEL PAPEL DA ENDO/ECTOSIMBIOSE ZOOXANTELA/CORAL/ENDOLÍTICAS NA RECUPERAÇÃO DE EVENTOS DE BRANQUEAMENTO	29
4.4. PAPEL DA INTERAÇÃO MUTUALÍSTICA DAS COMUNIDADES ENDOLÍTICAS COM OS CORAIS E SUAS CONSEQUÊNCIAS SOBRE BIODIVERSIDADE.	31
5. CONCLUSÃO.....	32
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	33

1. INTRODUÇÃO

Os recifes de coral são considerados entre os habitats com maior biodiversidade do mundo e importantes por manter a diversidade biológica e genética do ecossistema, pois formam ambientes propícios à colonização por vários organismos marinhos. São utilizados como locais de alimentação, reprodução e crescimento, abrigando muitas espécies de corais, peixes, polvos, lagostas, algas, ouriços, esponjas e outros seres (MOBERG; FOLKE, 1999).

A formação de recifes de coral ocorre pela deposição de esqueletos calcários de organismos marinhos que utilizam como base algum substrato consolidado como rochas sedimentares, ígneas ou metamórficas disponíveis a uma profundidade adequada para o seu estabelecimento e desenvolvimento. (GOREAU; GOREU; GOREU, 1979).

A ação de diferentes organismos calcificadores permite a existência de zonas geomorfológicas distintas dentro dos recifes (GOREAU, 1959). As mais comuns são as lagunas (bancos de areias e recifes em manchas), os declives da parede recifal (frente recifal e zona submersa) e os topos do recife (as cristas e platô recifal) (BLANCHON, 2011).

Essas zonas são influenciadas pela luminosidade, hidrodinamismo e geomorfologia do ambiente, que afetam a estrutura da comunidade e a complexidade topográfica do recife, modificando o efeito da radiação luminosa sobre o desempenho fotossintético dos organismos autotróficos (HATCHER, 1990; HUSTON, 1985).

Os principais produtores primários dos recifes de coral são as comunidades fotoautotróficas epilíticas, existentes na superfície, e as comunidades fotoautotróficas endolíticas, que habitam a porção interna dos substratos rochosos (ODUM; ODUM, 1955; GOLUBIC; FRIEDMAN; SCHNEIDER, 1981).

Pequenas formas de algas e cianobactérias filamentosas (conhecidas como tufos), macroalgas grandes e frondosas (calcárias ou carnosas) e algas coralíneas (incrustante) compõem as comunidades epilíticas fotoautotróficas (KLUMPP; McKINNON, 1989; VILLAÇA et al. 2010).

Algumas algas epilíticas, casmoendolíticas e criptoendolíticas associam-se com fungos formando líquens, que penetram ativamente nos substratos

carbonáticos (TRIBOLLET, 2008). Os microorganismos endolíticos colonizam os substratos de carbonatos disponíveis, incluindo: esqueletos de corais vivos e mortos, algas calcárias vivas e mortas, conchas de moluscos, calcário compacto ou grãos soltos de sedimentos carbonáticos (TRIBOLLET; ATTRILL; LANGDON, 2006b).

As comunidades endolíticas fotoautotróficas são formadas por cianobactérias, algas (clorofíceas e rodofíceas) e líquens (TRIBOLLET, 2008). São divididas de acordo com seus nichos ecológicos em: os casmoendolíticos, os criptoendolíticos e os euendolíticos (GOLUBIC; FRIEDMAN; SCHNEIDER, 1981) (figura 2).

Os casmoendolíticos se encontram aderidos a fissuras e rachaduras internas das rochas. Os criptoendolíticos ocupam cavidades internas dos substratos, que podem ter sido produzidas e desocupadas pelos os euendolíticos. Os euendolíticos podem apresentar um estágio epilítico em algum momento do seu ciclo de vida e após evento abrupto passam a penetrar ativamente o substrato, como carbonatos ou fosfatos, formando túneis (GOLUBIC; FRIEDMAN; SCHNEIDER, 1981).

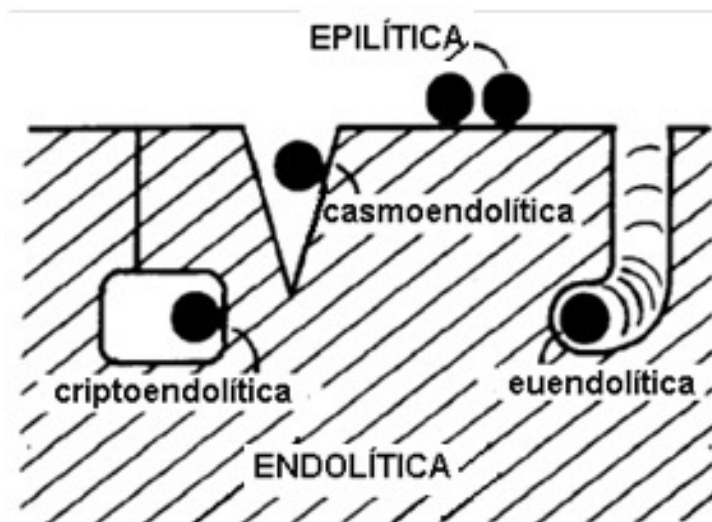


Figura 1 - Esquematização das comunidades epilíticas e endolíticas colonizando o substrato carbonático. Adaptado de GOLUBIC; FRIEDMAN; SCHNEIDER, 1981.

A colonização das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautótrofas nos substratos rochosos iniciam pela formação do biofilme epilítico, originados a partir da secreção de polímeros para adesão de um indivíduo, promovendo a

agregação e o crescimento de outros organismos (BESEMER et al. 2007; QIAN et al., 2007; CHARPY et al., 2012; GRABRA et al., 2013).

Os organismos mais adaptados ao sombreamento (dentro do biofilme) colonizam a camada interna logo acima da rocha, como algumas algas e cianobactérias. O crescimento destes organismos leva a produção de substâncias corrosivas que auxiliam na migração dos organismos endolíticos ao interior das rochas (CHARPY et al., 2012).

Em 1955, Odum e Odum apresentaram as comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas como as principais produtoras primárias dos recifes de coral e muitos estudos foram desenvolvidos com a finalidade de elucidar a biologia e a sistemática das comunidades (LE CAMPION-ALSUMARD, 1978; GOLUBIC, 2005), assim como sua participação na produção primária (ODUM; ODUM, 1955; WANDERS, 1976; KLUMPP; McKINNON, 1989; CHILSHOLM, 2003; TRIBOLLET et al, 2006b), no balanço da calcificação/dissolução (LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995; SCHNEIDER, 1997; GHIRARDELLI, 2002) e interações metabólicas entre corais (SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY, 1997; SHASHAR et al, 1997; YAMAZAKI; NAKAMURA; FINE; LOYA, 2002; YAMASAKI, 2008).

Os diversos estudos desenvolvidos em recifes são localizados na região do Indo-Pacífico (ODUM; ODUM, 1955; KLUMPP; McKINNON, 1992; KLUMPP; McKINNON, 1997; CHISHOLM, 2003; TRIBOLLET et al., 2006b; RALPH; LARKUM; KÜHL, 2007; YAMAZAKI; NAKAMURA; YAMASAKI, 2008), sendo poucos estudos desenvolvidos no mar do Caribe (ROGERS; SALESKY, 1981; RODRÍGUEZ-ROMÁN et al., 2006; LESSER et al., 2007; CARREIRO-SILVA et al., 2012) e um trabalho no Brasil (LONGHINI, 2010). Assim justifica-se a relevância da presente revisão, capaz de contribuir para as futuras investigações e perspectivas científicas acerca das comunidades endolíticas e epilíticas fotoautorólicas.

O presente trabalho discute o papel ecológico das comunidades fotoautotróficas endolíticas e epilíticas em ambientes recifais, baseando-se na bibliografia existente. Os principais aspectos analisados são: a participação destas comunidades no balanço da calcificação/dissolução; sua contribuição para a produção primária em recifes de coral; e o papel da interação com os corais e suas consequências sobre a biodiversidade.

2. BIOEROSÃO POR COMUNIDADES ENDOLÍTICAS

2.1. Calcificação, dissolução e bioerosão em recifes de coral

Um processo muito importante para os recifes de coral é a calcificação, permitindo a formação dos mesmos a partir da incorporação do CaCO_3 proveniente do esqueleto de organismos calcificadores, como os corais escleractínios, conchas de moluscos e algas calcárias (GATUSSO et al., 1999; SCHNEIDER; LE CAMPION-ALSUMARD, 1999).

Os organismos formadores de recife precisam de cálcio (Ca_2^+) e carbonato (CO_3^-) disponíveis para realizar a calcificação, embora alguns organismos utilizem um percentual de MgCO_2 , como as algas calcárias e moluscos. Então, a precipitação de CaCO_3 depende principalmente da disponibilidade dos carbonatos dissolvidos e do polimorfo mineral presente no ambiente aquático (GATUSSO et al., 1999; SCHNEIDER; LE CAMPION-ALSUMARD, 1999).

A calcificação tem uma participação intensa no ciclo do carbono nos ambientes marinhos. Na água, o carbono inorgânico está presente é disponibilizado em três formas: o gás carbônico dissolvido ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$), íon bicarbonato (HCO_3^-) e íon carbonato (CO_3^{2-}) (FRANKIGNOULLE; CANON; GATTUSO, 1994). Suas concentrações variam de acordo com o pH do meio, como representado na figura 2.

A forma predominante encontrada na água do mar é o íon bicarbonato, que proporciona um sistema de tamponamento eficiente e mantém o pH básico (em torno de 7,3 - 8,5). O sistema tampão funciona da seguinte forma: o CO_2 dissolvido reage com a água formando o ácido carbônico (H_2CO_3), que se dissocia liberando H^+ e bicarbonato (HCO_3^-). Como o H^+ liberado contribui para a diminuição do pH da água, logo é neutralizado pelos bicarbonatos e carbonatos (FRANKIGNOULLE; CANON; GATTUSO, 1994).

O carbonato de cálcio é formado a partir da aragonita e calcita, que dependem do seu estado de saturação, o qual reflete a estabilidade termodinâmica do mineral. Apesar da calcita ser a modificação termodinamicamente estável em todas as temperaturas, a aragonita é utilizada com mais frequência pelos organismos marinhos (GATUSSO et al., 1999; MUCCI, 1983).

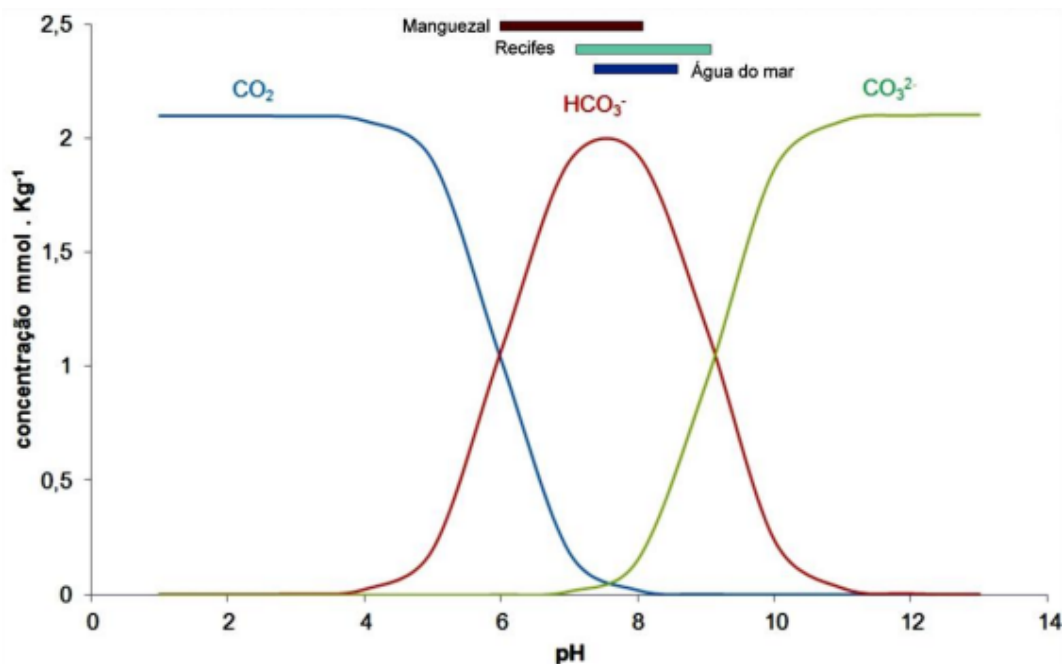


Figura 2 - Especiação química dos carbonatos em função do pH da água do mar com CID = 2,1 mmol. Kg^{-1} e salinidade 35 a 25 °C. As barras horizontais mostram a faixa aproximada de pH na água do mar, recifes de coral e manguezais. Fonte: Souza et al. 2002.

O estado de saturação da aragonita (Ω) pode ser calculado através do produto das concentrações de $[\text{Ca}^{+2}]$ e $[\text{CO}_3^{-2}]$ dividido pela constante de solubilidade do mineral (K_{ps}) e está relacionado com o equilíbrio de solubilidade do CaCO_3 na água do mar (GATUSO et al., 1999; MUCCI, 1983). A equação 1 está descrita a seguir:

$$\Omega_{arag} = \frac{[\text{Ca}^{+2}] \times [\text{CO}_3^{-2}]}{K_{PS(\text{calc.ouara.})}} \quad (1)$$

Quando o $\Omega < 1$, a solubilidade do mineral na água é maior do que a saturação do mineral, favorecendo a dissolução do mesmo, e se $\Omega > 1$, a capacidade de dissolução na água é reduzida, podendo ocorrer a precipitação de CaCO_3 (GATUSO et al., 1999; MUCCI, 1983).

Nos ambientes marinhos, o estado de saturação da aragonita depende da concentração de íons carbonato, mas também é influenciada por outros fatores, como temperatura e pressão parcial do gás carbônico ($p\text{CO}_2$) (FRANKIGNOULLE; CANON; GATTUSO, 1994; GATUSO et al., 1999).

A $p\text{CO}_2$ e o estado de saturação da aragonita/calcita se apresentam no ambiente marinho numa relação inversamente proporcional. O aumento da pressão parcial do CO_2 eleva a concentração do gás carbônico dissolvido, que conseqüentemente diminui o pH, a concentração de carbonato e o estado de saturação da aragonita, afetando a calcificação dos organismos (GATUSO et al.; 1999).

A temperatura tem um efeito contrário ao aumento da pressão parcial. Quando a temperatura do ambiente aquático se eleva, ocorre um aumento no estado de saturação da aragonita, promovendo uma maior dissolução do carbonato (GATUSO et al., 1999).

A dissolução do carbonato pode ocorrer diretamente no substrato dos recifes de coral, afetando o processo de calcificação dos organismos, através da remoção do carbonato de cálcio por fatores bióticos e abióticos, que podem atuar isoladamente ou em combinação. Dentre estes fatores estão a acidez da água, processos metabólicos e a raspagem do carbonato por organismos (GOLUBIC; SCHNEIDER, 1979).

O aumento da $p\text{CO}_2$ atmosférica e sua dissolução na água do mar induz a acidificação da água e a diminuição do pH, dificultando a formação de estruturas calcárias pelos organismos. Essa acidificação afeta o crescimento de organismos construtores de recifes, principalmente em zonas rasas costeiras, impossibilitando a acreção de carbonato de cálcio nas estruturas do recife (GATTUSO et al., 1998; DIAZ-PULIDO et al., 2002).

Os processos metabólicos dos organismos fotossintetizantes influenciam na dissolução do carbonato, alterando o equilíbrio do balanceamento químico dos carbonatos. A liberação do CO_2 pela respiração diminui o pH e torna a água do entorno mais ácida, favorecendo a dissolução do substrato. Enquanto a retirada do CO_2 dissolvido pela fotossíntese, promove a diminuição do $p\text{CO}_2$ e o aumento do pH e alcalinidade, proporcionando a precipitação do carbonato e a calcificação de organismos calcificadores (GOLUBIC; SCHNEIDER, 1979; SCHNEIDER; LE CAMPION-ALSUMARD, 1999).

Os recifes de coral estão sujeitos à ação de organismos capazes de remover/destruir o substrato carbonático através de processos mecânicos ou dissolução química. Esse mecanismo de remoção também é conhecido como bioerosão e é realizado por organismos microerosionadores (cianobactérias,

algas e fungos), macroerosionadores (poliquetas e bivalves) e herbívoros (peixe, equinodermos e gastrópodes) (GOLUBIC; SCHNEIDER, 1979).

Os organismos bioerosionadores são capazes de modificar a topografia dos recifes de coral, e o balanço entre calcificação e dissolução/remoção de carbonato. Os micro e macroerosionadores perfuram o substrato, construindo tuneis que oferecem proteção da luminosidade e predadores, enquanto os herbívoros raspam o substrato para se alimentar de algas endolíticas, epilíticas, corais e outros organismos, expondo a superfície carbonática para o processo de dissolução (SPENCER; VILES, 2002).

2.2. Mecanismo de dissolução de carbonato por microerosionadores

O mecanismo mais utilizado para dissolução de carbonato por microerosionadores é o da corrosão biológica, através da dissolução química e o processo completo ainda não é completamente conhecido (SCHNEIDER, 1977; GOLUBIC; SCHNEIDER, 1979; TRIBOLLET, 2008).

Os microerosionadores são capazes de secretar compostos abrasivos (ácido oxálico ou ácido fórmico) como produto da fixação do carbono durante a fotossíntese (SCHNEIDER; LE CAMPION-ALSUMARD, 1999). Esse método combinado com os processos biológicos (fotossíntese e a respiração) realizados pelos organismos promove a dissolução (GOLUBIC; SCHNEIDER, 1979; TRIBOLLET, 2008).

O outro mecanismo utilizado é a bomba de cálcio, cujo principio está no transporte do Ca^{2+} pela célula apical até a outra extremidade dos organismos euendolíticos, localizada na superfície do substrato (Figura 3) (GARCIA-PICHEL, 2006; TRIBOLLET, 2008).

Quando a concentração do cálcio no espaço intersticial é alta, a absorção é feita através da permeabilidade passiva e/ou canais sensíveis a Ca^{2+} presente na membrana. Em baixas concentrações, a remoção é mediada por proteínas carreadoras e ATPases de Ca^{2+} (GARCIA-PICHEL, 2006).

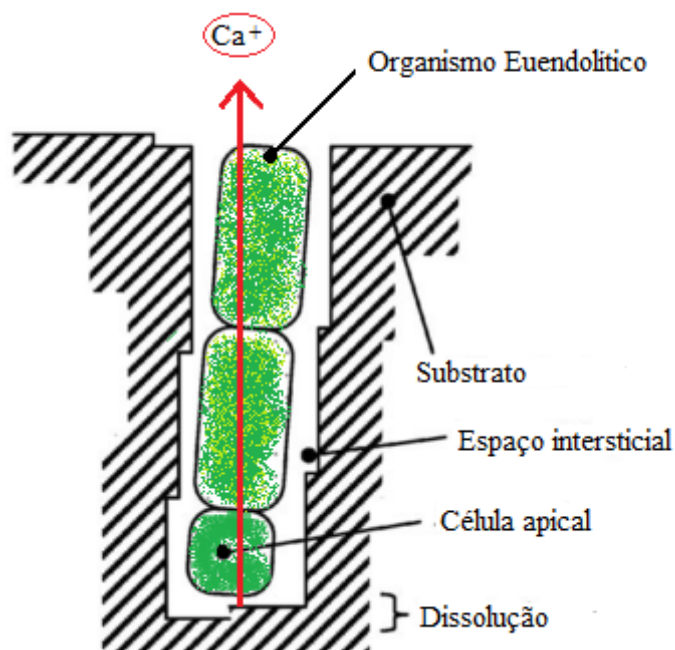


Figura 3 - Esquemática de um microerosionador multicelular utilizando a bomba de cálcio (representada pela seta vermelha). Adaptado de Garcia-Pichel, 2012.

Os microerosionadores podem utilizar mecanismos próprios ou podem associar a outros organismos capazes de secretar substâncias corrosivas (líquens) (SPENCER; VILES, 2002; TRIBOLLET, 2008). A microflora endolítica produz tuneis nas rochas, durante a perfuração, com características específicas para cada organismo (GOLUBIC; RADTKE, LE CAMPION-ALSUMARD, 2005).

Os organismos fotoautotróficos endolíticos perfuram o substrato até o interior da rocha, onde sua atividade de perfuração tende a estabilizar próximo à profundidade em que a taxa de fotossíntese é igual a de respiração, conhecido como ponto de compensação (SPENCER; VILES, 2002).

O ponto de compensação dos endolíticos pode ser alterado em decorrência da predação por herbívoros, que removem a camada superficial do substrato, induzindo os organismos a penetrar mais fundo na rocha (CHAZOTTES; CAMPION-ALSUMARD; PEYROT-CLAUSADE, 1995).

2.3. Efeitos da eutrofização e aumento da $p\text{CO}_2$ sobre a microerosão

As comunidades endolíticas fotoautotróficas são influenciadas por fatores ambientais como eutrofização e aumento do CO_2 atmosférico, que interferem diretamente no metabolismo desses organismos e na dinâmica de todo o recife (TRIBOLLET et al., 2009; CHAZOTTES et al., 1995).

A eutrofização e aumento do CO₂ dissolvido promove um aumento na microerosão, proporcionada pelo desenvolvimento acentuado de algas endolíticas em esqueleto de coral morto e causada pela perfuração contínua dos organismos, em consequência a frequente alteração no ponto de compensação destes (CHAZOTTES et al., 1995; CARREIRO-SILVA; McCLANAHAN; KIENE, 2009; YAMAZAKI, 2010; CARREIRO-SILVA et al., 2012).

Devido à eutrofização, a oferta de nutrientes altera a composição da microflora endolítica, inibindo ou estimulando o crescimento das espécies. Este fato se dá pela a preferência das espécies distintas por nutrientes diferentes, por exemplo: o aumento da concentração de fosfato estimula o crescimento das cianobactérias, enquanto o nitrogênio promove o desenvolvimento de clorófitas (CARREIRO-SILVA et al., 2012; CARREIRO-SILVA; McCLANAHAN; KIENE, 2009).

O aumento do CO₂ dissolvido é causado pelo aumento da pressão parcial do carbono (pCO₂) e afetam diretamente os organismos euendolíticos, que são responsáveis pelo aumento da dissolução de carbono nos recifes de coral (TRIBOLLET et al., 2009). Ao contrario da eutrofização, este fator não altera a composição da comunidade presente no substrato carbonático (TRIBOLLET et al., 2009; TRIBOLLET; ATTRILL; LANGDON, 2006a).

2.4. Participação das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas no balanço entre calcificação, dissolução e erosão.

A literatura revisada indica que a participação das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas no balanço entre calcificação, dissolução e erosão podem ocorrer de forma direta e indireta, desempenhando um papel essencial nesse processo.

Alguns autores (GOLUBIC; SCHNEIDER, 1979; SCHNEIDER; LE CAMPION-ALSUMARD, 1999) corroboram que os processos metabólicos das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas induzem a dissolução do substrato ou a precipitação do carbonato, revelando uma participação no ciclo do carbono.

As comunidades endolíticas fotoautotróficas são responsáveis pela participação direta, através da bioerosão. Os diversos mecanismos de erosão

permitem que elas danifiquem a estrutura dos recifes e, ao mesmo tempo, liberem o carbonato de cálcio, que mantém o pH da água básico e o estado de saturação da aragonita elevado, favorecendo a calcificação por organismos calcificadores (TRIBOLLET, 2008). Este processo recebe destaque por exibir uma ação destruidora com efeitos benéficos ao recife de coral

Visando futuras tendências climáticas e condições eutróficas dos oceanos e zonas costeiras rasas, estudos realizados afirmam que o CaCO_3 degradado pelas comunidades endolíticas possuem grande capacidade de tamponamento, amenizando os efeitos negativos da eutrofização e acidificação em recifes costeiros, e assim mantendo o equilíbrio entre a calcificação/dissolução (TRIBOLLET, 2008).

Os autores corroboram que, mesmo em condição trófica, a bioerosão terá um grande papel na dissolução dos carbonatos produzidos por recifes, facilitando a pouca capacidade dos recifes de coral de acumular e crescer (TRIBOLLET; ATTRILL; LANGDON, 2006a; TRIBOLLET et al., 2009).

3. METABOLISMO DAS COMUNIDADES EPILÍTICAS E ENDOLÍTICAS

3.1. Produtividade primária

A disponibilidade de radiação luminosa é o principal fator que influencia na distribuição dos organismos fotoautotróficos nos ambientes recifais, que através do excesso de luminosidade seleciona as espécies mais adaptadas a fotoinibição. Este fator diminui com a profundidade, produzindo um gradiente nas taxas de produção e no crescimento dos organismos autótrofos (HUSTON, 1985).

As maiores taxas de produção ocorrem nos períodos de maior intensidade luminosa, exibindo um padrão de variação diurno ou sazonal. Enquanto ao longo do recife de coral, a variação da produtividade é causada pela disposição distinta dos organismos autótrofos e heterótrofos por todas as zonas recifais (HATCHER, 1990).

As comunidades epilíticas fotoautotróficas possuem uma distribuição distinta pela a superfície recifal, apresentando um padrão de estrutura das comunidades ao longo do recife. As algas filamentosas e algas calcárias

incrustantes cobrem até 80% do platô recifal e até 50% do declive da parede recifal (KLUMPP; MCKINNON, 1989; KLUMPP; MCKINNON, 1992).

As algas coralíneas incrustantes são abundantes no entorno das cristas recifais, cerca de 70% de cobertura (KLUMPP; MCKINNON, 1992). E segundo Chisholm (2003), elas apresentam uma contribuição significativa (metade da produtividade bruta do ambiente) quando possuem 70% a 85% de cobertura nos taludes recifais.

As algas coralíneas incrustantes e filamentosas localizam-se nas regiões de intensa herbivoria, por possuírem um crescimento rápido e de serem capazes de retomar sua biomassa em poucos dias, consideram-se adaptadas a predação (KLUMPP; MCKINNON, 1992).

As zonas de herbivoria são importantes para os processos de tróficos dos recifes, no qual uma elevada proporção da produção primária é consumida diretamente pelos herbívoros neste e em outros habitats de recife (KLUMPP; MCKINNON, 1989).

As comunidades endolíticas fotoautotróficas estão presentes por todo o recife de coral, colonizando a parte interior dos substratos, que só é possível através de adaptações específicas, tais como: adaptação para baixos valores de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), oscilações diurnas de pH e variações nas concentrações de oxigênio (ODUM; ODUM, 1955; SHASHAR et al., 1997).

Estas adaptações permitem os organismos endolíticos sobreviverem no interior dos substratos carbonáticos e serem produtivos mesmo em habitats sombreados (SHASHAR et al., 1997).

3.1.1. Adaptação a sombreamento

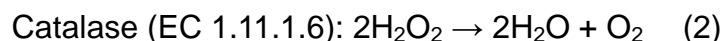
A radiação fotossinteticamente ativa (RFA), em sua maioria, é absorvida por outros componentes do recife (comunidade fotoautotrófica epilítica, corais e esqueleto carbonático coralíneo) até alcançar as algas e cianobactérias no interior dos substratos (menor do que 1% de RFA). Já os comprimentos de onda (vermelho ao infravermelho) alcançam as algas e cianobactérias endolíticas em maior abundância (1% a 2%), por serem pouco absorvidos (FORK; LARKUM, 1989; SHASHAR; STAMBLER, 1992).

As comunidades endolíticas são capazes de absorver comprimentos de onda (vermelho ao infravermelho), através de diferentes formas de pigmentos. Os pigmentos utilizados pelas algas são: a clorofila (α e β), carotenos e xantofilas (sifoneína e sifonoxantina), enquanto que as cianobactérias utilizam a clorofila α e a ficobilina (RALPH; LARKUM; KÜHL, 2007).

Este fato possibilitou organismos endolíticos alcançarem valores máximos de fotossíntese (saturação fotossintética) em baixos valores de RFA (35-40 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ para corais vivos e 200 – 350 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ para substratos de corais mortos) (SHASHAR; STAMBLER, 1992; SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY, 1997). A eficiência fotossintética é dada pelos complexos coletores de luz, que possuem mais moléculas de clorofilas (≈ 340) por centro de reação do que plantas superiores (≈ 240). A concentração da clorofila depende da iluminação do habitat, tipo de substrato, espécie de coral e profundidade (KOEHNE et al., 1999; TRIBOLLET, 2008).

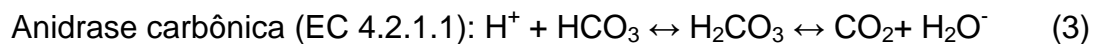
As comunidades endolíticas podem ser encontradas colonizando substratos localizados numa profundidade maior, assim estes apresentaram uma maior proporção de clorofila β para clorofila α , indicando melhor captação de luz em condições de baixa luminosidade (SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY, 1997).

Durante a fotossíntese, os organismos produzem uma grande quantidade de O_2 , que é liberado em meio aquático, formando o peróxido de hidrogênio (H_2O_2). O H_2O_2 inibe a fixação do dióxido de carbono, destrói as membranas celulares e danifica o DNA de algas, através da produção de radicais livres. Para proteger os organismos endolíticos contra os efeitos nocivos do peróxido de hidrogênio, a catalase (EC 1.11.1.6) decompõe o H_2O_2 formado pela alta concentração de oxigênio liberado pelos organismos após o processo fotossintético, através da reação 2 (SHASHAR; STAMBLER, 1992).



A atividade fotossintética das algas e cianobactérias promove um aumento no pH da água encontrada no entorno deles, na qual apresentará mais íons bicarbonatos do que gás carbônico dissolvido, dificultando a obtenção de CO_2 pelas células. A baixa disponibilidade do CO_2 promove ativa a enzima anidrase

carbônica (EC 4.2.1.1), que transforma o íon HCO_3^- em CO_2 , através da reação 3 (SHASHAR; STAMBLER, 1992).



O CO_2 é usado pela enzima ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco. E.C. 4.1.1.39) para a fotossíntese. O mesmo mecanismo ocorre em outros organismos, como os corais e plantas superiores (SHASHAR; STAMBLER, 1992).

3.2. Taxas metabólicas

O metabolismo das comunidades endolíticas e epilíticas vêm sendo estudado com a finalidade de elucidar o grupo com maior contribuição e importância para a produtividade recifal (ODUM; ODUM, 1955; ROGERS; SALESKY, 1981; TRIBOLLET et al., 2006b). As taxas metabólicas dos estudos foram reunidas na tabela 1.

As comunidades endolíticas em corais vivos apresentaram menores taxas metabólicas do que as endolíticas colonizando coral morto. Uma explicação para valores tão baixos seria em decorrência a colonização de ambiente competitivo, com extremas variações de pH e na concentração oxigênio, causado pela atividade fotossintética da zooxantelas (SHASHAR; STAMBLER, 1992).

No interior dos corais vivos, as comunidades endolíticas fotoautotróficos enfrentam ainda um desafio de acompanhar o crescimento fototrópico positivo dos pólipos, caso contrário será coberto pela acreção de carbonato esquelético e privado de luminosidade (LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995).

As condições internas dos corais vivos podem explicar os resultados obtidos por Schlichter et al. (1997), no qual a alga *Ostreobium quekettii* contribuiu com 15% da taxa de respiração e 10% da fotossíntese em corais *Mycedium elephantotus*. Shashar e Stambler (1992) encontraram contribuições ainda menores para endolíticos não discriminados, 1,4% da respiração e 3,5% da fotossíntese, colonizando o coral *Porites compressa*.

Tabela 1 - Taxas de produção bruta, produção líquida, respiração e biomassa de experimentos realizados com as comunidades epilíticas e endolíticas.

Grupo / Espécie	Biomassa (mg.m ⁻²)	Produção bruta (g C.m ⁻² .d ⁻¹)	Produção líquida (g C.m ⁻² .d ⁻¹)	Respiração (g C.m ⁻² .d ⁻¹)	Estudo
Epilíticas					
Algas filamentosas (tufos)	-	3,12 – 4,32*	2,26 – 3,41*	-	Vooren (1981)
Algas filamentosas (tufos)	-	20 – 24*	6,4 - 25*	3,53 – 10*	Rogers e Salesky (1981)
Macroalgas	-	54,2*	31 - 243*	5 – 17*	
Alga calcária incrustante e alga filamentosa (tufos)	-	-	0,06 – 1,26*	-	Klumpp e McKinnon (1989)
Algas calcárias incrustantes					
<i>H. onkodes</i>	224	1,69 – 2,31 1,12 - 2,37*	0,82 - 1,21 0,35 – 1,31*	0,86 - 1,1 0,77 – 1,06*	Chilsholm (2003)
<i>N. brassica-florida</i>	434	1,25 – 1,68 1,0 – 1,95*	0,49 - 0,67 0,43 - 0,94*	0,58 – 1,02 0,57 – 1,02*	
<i>H. reinboldii</i>	163	0,77 - 1,55 1,58 - 1,74*	0,32 - 0,76 0,83 - 0,87*	0,45 – 0,99 0,71 – 0,9*	
<i>N. conicum</i>	334	0,69 - 1,78 0,9 – 2,33*	0,16 - 0,93 0,17 – 1,18*	0,53 - 0,84 0,73 – 1,15*	
<i>Archaeolithothamnion</i>	-	1,9*	0,98*	-	Vooren (1981)
<i>Hydrolithon</i>	-	1,99*	1,08*	-	
Endolíticas					
<i>Ostreobium</i>	30000	-	0,1**	-	Schlichter et al. (1997)
<i>Ostreobium</i>	-	2,54*	1,63*	-	Vooren (1981)
<i>Ostreobium</i> com <i>Lyngbya</i>	-	3,79*	2,88*	-	
<i>Plectonema</i> com <i>Ocellularia</i>	-	2,98*	2,02*	-	
Endolíticas	98	-	2,0 - 2,7	-	Tribollet et al. (2006b)
		2,2 ¹	0,9 ¹	1,3 ¹	Tribollet et al. (2006a)
		2,0 ²	1,0 ²	1,0 ²	Tribollet et al. (2006a)
Epilíticas com endolíticas	140	5,1 – 6,6*	2,6 – 3,5 1,8 – 2,7*	3,3 – 3,9*	Tribollet et al. (2006b)
		2,35 ¹	1,5 ¹	0,9 ¹	Tribollet et al. (2006a)
		2,3 ²	1,0 ²	1,3 ²	Tribollet et al. (2006a)

Os valores utilizados nesta tabela foram obtidos em sua maioria por experimentos realizados em laboratórios utilizando blocos de corais mortos, com ressalva para: (*) experimento realizado in situ; (**) experimento em corais vivos; (1) valores estimados sob condições ambientes de pCO₂ (400ppm); (2) valores estimados sob condições de pCO₂ elevada (750ppm).

Dentre as comunidades endolíticas, o estudo de Tribollet et al. (2006b), obteve as maiores taxas de produção líquida, seguindo pelas clorofíceas

associadas à cianobactérias estudadas por Vooren (1981). Os altos valores de produção líquida sugere que as endolíticas parecem melhor adaptadas ao substrato de coral morto (esqueleto calcário) do que em coral vivo.

Tribollet et al. (2006b) quantificaram a produtividade líquida das comunidades fotoautotróficas epilíticas e endolíticas em laboratório (utilizando substrato de corais mortos). Eles constataram que a produtividade das endolíticas foi superior a das epilíticas, devido à remoção das comunidades epilíticas, promovendo maior luminosidade, disponibilidade de nutrientes e trocas gasosas.

Em outro trabalho, Tribollet et al. (2006a) estimaram os efeitos do CO₂ nas taxas fotossintéticas das comunidades fotoautotróficas epilíticas e endolíticas, utilizando condições normais de pCO₂ (≈ 350 ppm) e condições distintas de pCO₂ (400 ppm e 700 ppm). Sob condições elevadas de pCO₂ (700 ppm), as taxas fotossintéticas das comunidades endolíticas foram responsáveis pela produção de todo o bloco (100%), devido a uma maior atividade microerosionadora desses organismos (TRIBOLLET et al., 2009).

As comunidades epilíticas mais endolíticas apresentaram diminuições nas suas taxas metabólicas (queda de 35%) sob condições elevada de pCO₂, na qual as algas calcárias incrustantes foram mais afetadas, uma vez que estão presentes na maioria das comunidades epilíticas (TRIBOLLET et al., 2006a). O aumento do CO₂ causa uma diminuição do íon carbonato, comprometendo as taxas metabólicas, por conseguinte as taxas de calcificação das algas calcárias (GAO; ZHENG, 2010).

As macroalgas apresentaram maiores taxas metabólicas que as algas filamentosas no estudo realizado por Rogers e Salesky (1981), mesmo possuindo uma menor cobertura de superfície (8% das macroalgas contra 30% das algas filamentosas). As algas coralíneas incrustantes pesquisadas por Chilsholm (2003) apresentaram produtividade semelhantes às algas calcárias e algas endolíticas analisadas por Vooren (1981), como também a cobertura dominada por algas filamentosas observadas por Klumpp e McKinnon (1989).

As algas coralíneas incrustantes apresentaram elevadas taxas metabólicas para experimentos *in situ* do que os experimentos realizados em laboratório, que conforme Chilsholm (2003) isso ocorreu devido ao acréscimo de nutrientes oriundos do recife. As taxas apresentaram uma variação de acordo com a

profundidade, onde os maiores valores foram observados para os organismos localizados na superfície (CHISHOLM, 2003).

3.3. Contribuição da produtividade das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas para a produtividade recifal.

Os estudos revisados apontam que a produtividade das comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas são importante para teia trófica recifal, pois contribuem de diferentes formas para o metabolismo do recife, através da biomassa e produção primária (Tabela 1) (KLUMPP; MCKINNON, 1989; SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY; 1997).

Observa-se na tabela que a biomassa e produtividade de algumas comunidades apresentam ter uma relação inversamente proporcional, onde os organismos com maiores taxas de produtividade não possuem maiores valores de biomassa e vice-versa. Schlichter, Kampmann e Conrady (1997) corroboram estes dados e afirmam que as comunidades endolíticas colonizando os corais vivos possuem biomassa elevada e baixa produtividade.

Klumpp e Mckinnon (1989; 1992) afirmam que as algas coralíneas incrustantes possuem uma maior contribuição através da elevada produção de biomassa do que pelas baixas taxas fotossintéticas. Embora Chisholm (2003) ressalte que as dificuldades associadas com a realização de medições *in situ* podem subestimar as taxas fotossintéticas das algas coralíneas incrustantes.

O autor ainda destaca que a elevada produtividade das algas coralíneas fazem contribuições substanciais para a oferta de alimentos dentro dos sistemas recifais, além de contribuir para a produção do carbonato e consolidação dos recifes.

Nos seus trabalhos, Klumpp e Mckinnon (1992; 1989) afirmam que as algas filamentosas contribuem pela elevada atividade fotossintética, uma vez que o aumento de biomassa levaria a redução das taxas fotossintéticas por sombrear partes do próprio indivíduo, conhecida como “auto-sombreamento”. Estas algas possuem maior contribuição se encontra nas margens dos recifes, onde estão localizadas dentro do território de peixes herbívoros.

As comunidades endolíticas colonizando o coral morto, no entanto, possuem taxas fotossintéticas proporcionais a sua biomassa, contribuindo em até 40% para a produtividade recifal. São responsáveis por até 80% da biomassa e produtividade de toda comunidade, endolíticas e epilíticas juntas

(TRIBOLLET et al., 2006b). Neste caso, essas comunidades são consideradas como mais produtivas dentro do recife de coral.

As condições de eutrofização e aumento do $p\text{CO}_2$ ocasionam um pequeno aumento para as taxas metabólicas das comunidades endolíticas, que segundo Tribollet et al. (2009) são acarretadas pelo desenvolvimento exacerbado das algas endolíticas e cianobactérias e, conseqüentemente, pelo estímulo contínuo a bioerosão do substrato carbonático pelas mesmas (ver tópico 2.3).

Rogers (1990) afirma que as comunidades epilíticas fotoautotróficas, em ambientes eutrofizados, apresentam crescimento da biomassa e, conseqüentemente, aumento das taxas metabólicas e da produtividade. Como o aumento do $p\text{CO}_2$ ocorre conjuntamente com a eutrofização, a calcificação e as taxas fotossintéticas das algas calcárias incrustantes são inibidas, comprometendo a produtividade de toda comunidade (GAO; ZHENG, 2010; TRIBOLLET et al., 2006a).

Entre as comunidades epilíticas fotoautotróficas, as macroalgas apresentaram as maiores taxas de produção líquida e a menor porcentagem de cobertura no estudado realizado por Rogers e Salesky (1981). Apesar de serem menos visíveis no recife de coral, os autores afirmam que suas altas taxas de produção contribuem mais para o metabolismo do que sua abundância indicaria.

4. TROCAS DE METABÓLITOS ENTRE FOTOAUTOTRÓFOS ENDOLÍTICOS E CORAIS: UMA SIMBIOSE ESTENDIDA?

4.1. Comunidades endolíticas dentro de corais escleractíneos e hidrocorais.

As comunidades endolíticas são capazes de colonizar corais escleractíneos e hidrozoários (SHASHAR; STAMBLER, 1992; LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995; SHASHAR et al., 1997; FINE; LOYA, 2002). Elas aparecem em densas faixas verdes logo abaixo do tecido coral, dentro da zona dos pólipos ou em todo o esqueleto dos corais (ODUM; ODUM, 1955; SHASHAR; STAMBLER, 1992).

Os esqueletos de corais vivos são acometidos por diferentes assembleias microbianas daqueles que colonizam corais mortos. Apenas algumas espécies

endolíticas são capazes de colonizar corais vivos e acompanhar o crescimento dos esqueletos deles (LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995).

O rápido crescimento do esqueleto coralíneo e a proteção conferida pelas camadas pólipólicas dificulta a colonização pela maioria euendolíticos, permitindo espécies endolíticas crescerem na mesma direção do coral (LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995).

As algas endolíticas filamentosas mais comuns em corais vivos são as clorofíceas sifonáceas do gênero *Ostreobium* e a cianobactéria *Plectonema terebrans*. Outros organismos são também observados em algas vermelhas do gênero *Conchocelis* (LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995).

A presença da comunidade endolítica em corais vivos foi observada por Odum e Odum (1955), que sugeriram uma possível relação simbiótica entre ambos os organismos. Os autores ainda afirmaram que os nutrientes advindos do metabolismo dos corais eram difundidos através do esqueleto poroso para os organismos endolíticos, que por sua vez liberavam em troca substâncias orgânicas.

A relação simbiótica entre algas endolíticas e corais vivos foi comprovada por Schlichter e colaboradores (1995), que demonstraram a incorporação contínua de fotoassimilados oriundos das algas endolíticas pelos corais. Os autores ainda destacaram a contribuição das comunidades endolíticas na demanda metabólica dos corais e na reciclagem de nutrientes (mineral e orgânico) (SCHLICHTER; ZSCHARNACK; KRISCH, 1995).

As interações metabólicas entre algas endolíticas e coral já foram consideradas menos importantes que a relação entre zooxantelas-coral (SCHLICHTER; ZSCHARNACK; KRISCH, 1995; SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY; 1997), mas Fine et al. (2004) demonstraram que as comunidades endolíticas são importantes fornecedores de produtos fotossintéticos.

Essa interação permite a utilização do CO₂ interno liberado pelo coral como fonte de carbono pelas comunidades endolíticas, como também os metabólitos nitrogenados originados dos corais como fonte de nitrogênio (TITLYANOV et al., 2008).

Em consequência, as comunidades endolíticas fixam compostos nitrogenados que são utilizados pelas zooxantelas, que por sua vez, podem

usar essa fonte suplementar de nitrogênio para aumentar as taxas de crescimento sem comprometer a simbiose (LESSER et al., 2007). A microflora endolítica beneficiam os corais como também as zooxantelas, oferecendo-as uma fonte alternativa para carbono e nitrogênio.

4.2. Benefícios da interação mutualística entre corais, zooxantelas e comunidades endolíticas.

Os corais vivos proporcionam um local seguro para o desenvolvimento de organismos endolíticos, permitindo-lhes explorar esse habitat com sucesso. O ambiente interno dos corais vivos oferece vários modos de proteção aos organismos endolíticos, tais como a luminosidade excessiva e predação (SHASHAR et al., 1997).

A radiação solar que alcança os corais é atenuada pela absorção das zooxantelas, esqueleto e tecidos dos corais (FINE; LOYA, 2002). A espessura dos tecidos que revestem também oferecem proteção para os endolíticos fotoautotróficos à radiação solar intensa dentro dos corais (ODUM; ODUM, 1955; SHASHAR et al., 1997).

Os corais produzem compostos como os aminoácidos tipo micosporinas (MAAs), que absorvem a maior parte da radiação UVA e UVB, fornecendo proteção a efeitos nocivos da radiação ultravioleta aos organismos endolíticos (SHASHAR et al., 1997).

Os pólipos dos corais vivos fornecem uma proteção contra predadores, pois são raramente predados por peixes herbívoros. Embora quando isso aconteça, os peixes retirem pedaços superficiais dos corais e não alcançam a região dos organismos endolíticos (LE CAMPION-ALSUMARD; GOLUBIC; HUTCHINGS, 1995; SHASHAR et al., 1997).

As comunidades endolíticas beneficiam os corais durante sua colonização, através das trocas de metabólicas, contribuindo para a sobrevivência e formação do esqueleto coralíneo (ODUM; ODUM, 1955).

As algas endolíticas garantem uma fonte de alimentação complementar para os corais, liberando substâncias orgânicas, que são absorvidas pelos tecidos dos corais para seu desenvolvimento (ODUM; ODUM, 1995; SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY; 1997).

As trocas metabólicas permitem ainda o auxílio dos corais afetados pelos episódios de branqueamento, como fonte alternativa de energia até o reestabelecimento das zooxantelas. As comunidades endolíticas conferem uma fotoproteção aos corais, reduzindo a refletividade do esqueleto coralíneo e protegendo as zooxantelas restantes da fotoinibição (RODRÍGUEZ-ROMÁN et al., 2006; YAMAZAKI; NAKAMURA; YAMASAKI, 2008; YAMAZAKI, 2010).

A comunidade microbiana endolítica também serve como um sumidouro para substâncias reativas nocivas, tais como oxigênio e óxido nítrico, produzidas durante a exposição coral que agravam as condições de estresse (YAMAZAKI; NAKAMURA; YAMASAKI, 2008; YAMAZAKI, 2010).

A simbiose com as algas endolíticas mostra-se mais vantajosa para o coral do que a endosimbiose com zooxantelas (YAMAZAKI, 2010).

4.3. Possível papel da endo/ectosimbiose zooxantela/coral/endolíticas na recuperação de eventos de branqueamento

As comunidades endolíticas desempenham um papel muito importante durante a recuperação de branqueamento dos corais, não apenas como uma fonte de fotoassimilados, mas também na redução do estresse causada pela luminosidade intensa sob a população (FINE; LOYA, 2002; RODRÍGUEZ-ROMÁN et al., 2006; YAMAZAKI, 2010).

O evento de branqueamento dos corais advém da perda de pigmentação pela diminuição de simbioses e/ou a redução das concentrações de pigmentos fotossintéticos nas células ocasionadas por várias condições ambientais extremas, principalmente pelas temperaturas elevadas da superfície do mar (RODRÍGUEZ-ROMÁN et al., 2006).

A recuperação ao branqueamento dependerá tanto do grau de aclimação e/ou adaptação dos corais e suas relações simbióticas aos distúrbios ambientais, permitindo que algumas espécies sejam tolerantes e outras não. A aclimação e/ou adaptação confere aos corais uma resistência ou resiliência a perturbações ambientais (FITT et al., 2009; YAMAZAKI, 2010)

Em corais tolerantes ao branqueamento, a perda das zooxantelas ocorre de forma gradativa, permitindo o aumento da radiação fotossinteticamente ativa no esqueleto de coral e a fotoaclimação das algas endolíticas (FINE; LOYA, 2002; FINE; STEINDLER; LOYA, 2004).

Os organismos endolíticos capazes de fotoaclimatar beneficiam os corais durante o branqueamento através do aumento de biomassa e concentração de clorofila (FINE; MEROZ-FINE; HOEGH-GULDBERG, 2005). O aumento de biomassa das algas endolíticas promove um aumento na produção de fotoassimilados (FINE; LOYA, 2002).

O aumento das endolíticas reduz a refletividade da luz no esqueleto dos corais e o estresse associado à luminosidade, protegendo e auxiliando a recuperação das zooxantelas (FINE; LOYA, 2002; FINE; MEROZ-FINE; HOEGH-GULDBERG, 2005; YAMAZAKI, 2010).

Nos casos de corais menos resistentes, o branqueamento ocorre bruscamente, expondo as comunidades endolíticas a um rápido aumento de luminosidade, causando fotoinibição e, conseqüentemente, reduzindo suas atividades fotossintéticas por vários dias ou semanas (FINE; MEROZ-FINE; HOEGH-GULDBERG, 2005).

Após a fotoinibição, as comunidades endolíticas começam a responder da mesma forma que os organismos fotoaclimatados, na qual a contribuição das endolíticas fotoautotróficas aumenta enquanto a contribuição energética das zooxantelas diminui (FINE; MEROZ-FINE; HOEGH-GULDBERG, 2005; FINE; LOYA, 2002).

O aumento da translocação de fotoassimilados das algas endolíticas para corais, após o evento de branqueamento, implica em maior resistência a fotoinibição e demonstra um fornecimento potencial de compostos fotossintéticos (FINE; STEINDLER; LOYA, 2004; YAMAZAKI; NAKAMURA; YAMASAKI, 2008).

Os compostos fotoassimilados pelos organismos endolíticos são absorvidos pelos tecidos coralíneos como fonte de energia alternativa, possibilitando os corais sobreviverem ao branqueamento e se recuperarem do estresse (FINE; LOYA, 2002; FINE; MEROZ-FINE; HOEGH-GULDBERG, 2005).

4.4. Papel da interação entre as comunidades endolíticas com os corais e suas consequências sobre biodiversidade.

A literatura aponta que a interação entre as comunidades endolíticas fotoautotróficas com os corais inicia com a troca de metabolitos e prossegue beneficiando tanto os envolvidos quanto as zooxantelas. Essa troca permite que os produtos metabólicos de cada um estejam disponíveis para todos eles, sendo utilizado como fonte primária ou alternativa de carbono e nitrogênio (SCHLICHTER; KAMPMANN; CONRADY, 1997; LESSER et al., 2007).

Com bases nessas trocas metabólicas, os estudos realizados corroboram com a importância das algas endolíticas durante o evento de branqueamento, por fornecer uma fonte de energia alternativa (FINE; LOYA, 2002) e fotoproteção (YAMAZAKI, 2010), tanto aos corais quanto as zooxantelas, tornando possível a sobrevivência e recuperação do coral.

Diante o auxílio concedido pelas comunidades aos corais, pode-se inferir que os corais mais adaptados e aclimatados aos distúrbios ambientais são os mais beneficiados, enquanto os menos resistentes são submetidos a condições críticas de sobrevivência por longos períodos, reduzindo-se assim as chances de uma possível recuperação (FITT et al., 2009; YAMAZAKI, 2010). As comunidades endolíticas pode favorecer a seleção genética dos corais mais adaptados, embora não existam estudos que confirmem esta hipótese.

Nos casos onde os distúrbios ambientais são causados pela eutrofização, a colonização das comunidades endolíticas em corais vivos é comprometida pelo rápido crescimento dos pólipos, que acaba “diluindo” a concentração das algas endolíticas, prejudicando assim possíveis interações metabólicas entre os indivíduos envolvidos (GODINOT et al., 2012).

A interação mutualística com os corais só ocorre com colonização das cianobactérias e algas endolíticas, enquanto os líquens estabelecem uma relação de parasitismo, no qual os danos causados por eles ainda são desconhecidos pela literatura (TRIBOLLET, 2008).

5. CONCLUSÃO

As comunidades epilíticas e endolíticas fotoautotróficas são consideradas os principais produtores recifais, contribuindo para o metabolismo e teia trófica recifal. Este fato é apontado por vários pesquisadores, embora não exista um consenso entre eles sobre o grupo ou organismo de maior contribuição. Além disso, os estudos revisados enfatizam que essas comunidades têm importante participação no balanço da dissolução, calcificação e bioerosão, promovendo o equilíbrio entre esses processos recifais e minimizando possíveis efeitos da acidificação de modo a garantir o crescimento dos recifes de coral. Acredita-se que estas comunidades são a solução para as futuras mudanças globais, sendo necessárias mais pesquisas objetivando elucidar o equilíbrio entre os processos da dissolução/calcificação nos recifes de coral. A maioria dos estudos defende a existência de uma relação mutualística entre comunidades endolíticas, corais e zooxantelas. O resultado desta interação permite que os organismos endolíticos auxiliem na recuperação dos corais após o evento de branqueamento, favorecendo a sobrevivência dos mais adaptados. Ainda é necessário elucidar a participação de cada organismo nessa interação e como essa relação pode influenciar na biodiversidade dos corais.

6. Referências bibliográficas.

ANTONY, C. P.; COCKELL, C. S.; SHOUCHE, Y. S. Life in (and on) the rocks. **Journal of Biosciences**, v. 37(1), p. 3–11, 2012.

BESEMER, K.; SINGER, G.; LIMBERGER, R.; CHLUP, A.K.; HOCHEDLINGER, G.; HÖDL, I.; BATTIN, T. J. Biophysical controls on community succession in stream biofilms. **Applied and environmental microbiology**, v. 73(15), p. 4966–74, 2007.

BLANCHON, P. **Geomorphic zonation**. Encyclopedia of Modern Coral Reefs, p. 469–486, 2011.

CARREIRO-SILVA, M. et al. Phosphorus and nitrogen effects on microbial euendolithic communities and their bioerosion rates. **Marine Pollution Bulletin**, v. 64(3), p. 602-613, 2012.

CARREIRO-SILVA, M.; McCLANAHAN, T. R.; KIENE, W. E. Effects of inorganic nutrients and organic matter on microbial euendolithic community composition and microbioerosion rates. **Marine Ecology Progress Series**, v. 392, p. 1–15, 2009.

CHARPY, L.; CASARETO, B. E.; LANGLADE, M. J.; SUZUKI, Y. Cyanobacteria in Coral Reef Ecosystems: A Review. **Journal of Marine Biology**, p. 1–9, 2012.

CHAZOTTES, V.; CAMPION-ALSUMARD, T. L.; PEYROT-CLAUSADE, M. Bioerosion rates on coral reefs: interactions between macroborers, microborers and grazers (Moorea, French Polynesia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 113(2-4), p. 189–198, 1995.

CHISHOLM, J. R. M. Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. **Limnology and Oceanography**, v. 48(4), p.1376–1387, 2003.

DIAZ - PULIDO, Guillermo et al. Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. **Journal of Phycology**, v. 48(1), p. 32-39, 2012.

FABRICIUS, K. E. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. **Marine pollution bulletin**, v. 50(2), p. 125–46, 2005.

FAHNENSTIEL, G. et al. Epilithic algae in the North Channel, Lake Huron. **Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen**, v. 29(2), p. 823-826, 2005.

FINE, M.; MEROZ-FINE, E.; HOEGH-GULDBERG, O. Tolerance of endolithic algae to elevated temperature and light in the coral *Montipora monasteriata*

from the southern Great Barrier Reef. **Journal of experimental biology**, v. 208(1), p. 75-81, 2005.

FINE, M.; STEINDLER, L.; LOYA, Y. Endolithic algae photoacclimate to increased irradiance during coral bleaching. **Marine and freshwater research**, v. 55(1), p. 115-121, 2004.

FINE, M; LOYA, Y. Endolithic algae: an alternative source of photoassimilates during coral bleaching. Proceedings of the Royal Society of London. **Series B: Biological Sciences**, v. 269(1497), p. 1205-1210, 2002.

FITT, W. K. et al. Response of two species of Indo-Pacific corals, *Porites cylindrica* and *Stylophora pistillata*, to short-term thermal stress: The host does matter in determining the tolerance of corals to bleaching. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 373(2), p. 102-110, 2009.

FRANKIGNOULLE, M.; CANON, C.; GATTUSO, J.P. Marine calcification as a source of carbon dioxide-positive feedback of increasing atmospheric CO₂. **Limnology and Oceanography**, v. 39, p. 458-462, 1994.

FRIEDMANN, E. I.; OCAMPO R. Endolithic blue-green algae in the dry valleys: primary producers in the Antarctic desert ecosystem. **Science**, v. 193 (4259), p. 1247-1249, 1976.

FORK, D. C.; LARKUM, A. W. D. Light harvesting in the green alga *Ostreobium* sp., a coral symbiont adapted to extreme shade. **Marine Biology**, v. 103 (3), p. 381-385, 1989.

GAO, K.; ZHENG, T. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). **Global Change Biology**, v. 16, p. 2388–2398, 2010.

GARCIA-PICHEL, F. Plausible mechanisms for the boring on carbonates by microbial phototrophs. **Sedimentary Geology**, v. 185 (3), p. 205-213, 2006.

GATTUSO, J.; ALLEMAND, D.; FRANKIGNOULLE, M.I. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. **American Zoologist**, v. 39(1), p. 160-183, 1999.

GAYLARDE, C. C.; GAYLARDE, P. M.; NEILAN, B. A. Endolithic phototrophs in built and natural stone. **Current microbiology**, v. 65(2), p. 183–8, 2012.

GEKTIDIS, M. Development of microbial euendolithic communities: The influence of light and time. **Bulletin of Geogical Society of Denmark**, v. 45, p. 147–150, 1999.

GHIRARDELLI, L. A. Endolithic microorganisms in live and dead thalli of coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) in the northern Adriatic Sea. **Acta geológica hispánica**, v. 37(1), p. 53-60, 2002.

GODINOT, C. et al. Bioerosion by euendoliths decreases in phosphate-enriched skeletons of living corals. **Biogeosciences Discussions**, v. 9(3), 2012.

GOLUBIC, S.; FRIEDMAN, I.; SCHNEIDER, J. The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms. **Journal of Sedimentary Petrology**, v. 51(2), p. 475–478, 1981.

GOLUBIC, S; RADTKE, G; LE CAMPION-ALSUMARD, T. Endolithic fungi in marine ecosystems. **Trends in microbiology**, v. 13(5), p. 229-235, 2005.

GOLUBIC, S; SCHNEIDER, J. Carbonate dissolution. In: TRUDINGER; P.A.; SWAINE; D.J. (Eds.). **Biogeochemical Cycling of Mineral-Forming Elements**. Elsevier, Amsterdam: p.107-129, 1979.

GOREAU, T. F.; GOREAU, N. I.; GOREAU, T. J. Corals and coral reefs. **Scientific American**, v. 241(2), p. 124-136, 1979.

GOREAU, T. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. **Ecology**, v. 40(1), p. 67–90, 1959.

GRABA, M.; SAUVAGE, S.; MOULIN, F. Y.; URREA, G.; SABATER, S.; SANCHEZ-PÉREZ, J. M. Interaction between local hydrodynamics and algal community in epilithic biofilm. **Water research**, v. 47(7), p. 2153–63, 2013.

HATCHER, B. G. Coral reef primary productivity. A hierarchy of pattern and process. **Trends in ecology & evolution**, v. 5(5), p. 149–55, 1990.

HATCHER, B. G. Coral reef primary productivity: A beggar's banquet. **Trends in ecology & evolution**, v. 3(5), p. 106–11, 1988.

HUGHES, T. P.; BELLWOOD, D. R.; CONNOLLY, S. R. Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. **Ecology Letters**, v. 5(6), p. 775–784, 2002.

HUSTON, M. A. Patterns of Species Diversity on Coral Reefs. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 149–177, 1985.

KLUMPP, D. W.; MCKINNON, A. D. Community structure, biomass and productivity of epilithic algal communities on the Great Barrier Reef: dynamics at different spatial scales. **Marine Ecology Progress Series**, v. 86, p. 77-89, 1992.

KLUMPP, D. W.; MCKINNON, A. D. Temporal and spatial patterns in primary production of a coral-reef epilithic algal community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 131(1), p. 1-22, 1989.

KOEHNE, B. et al. Spectroscopic and molecular characterization of a long wavelength absorbing antenna of *Ostreobium* sp. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1412(2), p. 94-107, 1999.

LE CAMPION-ALSUMARD, T.; GOLUBIC, S.; HUTCHINGS, P. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). **Marine Ecology Progress Series**, v. 117, p. 149–157, 1995.

LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. **Marine pollution bulletin**, v. 51(5-7), p. 599–611, 2005.

LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P.; TESTA, V. Corals and coral reefs of Brazil. **Latin American Coral Reefs**, p. 9–52, 2003.

LEÃO, Z.; KIKUCHI, R.; OLIVEIRA, M. Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. **Biota Neotropica**, v. 8(3), 2008.

LESSER, M. Experimental biology of coral reef ecosystems. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 300, p. 217–252, 2004.

LESSER, M. P. et al. Nitrogen fixation by symbiotic cyanobacteria provides a source of nitrogen for the scleractinian coral *Montastraea cavernosa*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 346, p. 143-152, 2007.

LONGHINI, C. M. **Biogeoquímica do carbono no platô recifal de coroa vermelha, santa cruz de cabrália – bahia**. 2010. 73p. Dissertação (Mestrado em Sistemas Aquáticos Tropicais) - Programa de Pós-graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais, Universidade Estadual de Santa Cruz, 2010.

MATTHES-SEARS, U. et al. Community structure of epilithic and endolithic algae and cyanobacteria on cliffs of the Niagara Escarpment. **Journal of Vegetation Science**, v. 109(4), p. 587-598, 1999.

MOBERG, F.; FOLKE, C. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. **Ecological economics**, v. 29, p. 215–233, 1999.

MUCCI, A. The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures, and one atmosphere total pressure. **American Journal of Science**, v. 283, 1983.

NIENOW, J. **Extremophiles: dry environments (including cryptoendoliths)**. Encyclopedia of Microbiology. Elsevier, Oxford, 159–173, 2009.

ODUM, H. T.; ODUM, E. P. Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef Community on Eniwetok Atoll. **Ecological Monographs**, v. 25(3), p. 291–320, 1955.

QIAN, P.-Y.; LAU, S. C. K.; DAHMS, H.U.; DOBRETSOV, S.; HARDER, T. Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. **Marine biotechnology**, v. 9(4), p. 399–410, 2007.

RATHBUN, R. Brazilian corals and coral reefs. **The American Naturalist**, v. 13(9), p. 539–551, 1879.

RALPH, P.J.; LARKUM, A.W.D; KÜHL, M. Photobiology of endolithic microorganisms in living coral skeletons: 1. Pigmentation, spectral reflectance and variable chlorophyll fluorescence analysis of endoliths in the massive corals *Cyphastrea serailia*, *Porites lutea* and *Goniastrea australensis*. **Marine Biology**, v. 152 (2), p. 395-404, 2007.

REIS, A. M. M.; ARAÚJO, S. D.; MOURA, R. L.; FRANCINI-FILHO, R. B.; PAPPAS, G.; COELHO, A. M. A.; THOMPSON, F. L. Bacterial diversity associated with the Brazilian endemic reef coral *Mussismilia braziliensis*. **Journal of applied microbiology**, v. 106(4), p. 1378–87, 2009.

RODRÍGUEZ-ROMÁN, A. et al. Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. **Limnology and Oceanography**, v. 51(6), p. 2702-2710, 2006.

ROGERS, C. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. **Marine ecology progress series**, v. 62, p. 185–202, 1990.

ROGERS, Caroline S.; SALESKY, Norman H. Productivity of *Acropora palmata* (Lamarck), macroscopic algae, and algal turf from Tague Bay Reef, St. Croix, US Virgin Islands. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 49(2), p. 179-187, 1981.

SCHLICHTER, D.; KAMPMANN, H.; CONRADY, S. Trophic potential and photoecology of endolithic algae living within coral skeletons. **Marine Ecology**, v. 18(4), p. 299-317, 1997.

SCHLICHTER, D.; ZSCHARNACK, B.; KRISCH, H. Transfer of photoassimilates from endolithic algae to coral tissue. **Naturwissenschaften**, v. 82(12), p. 561-564, 1995.

SCHNEIDER, J. Carbonate construction and decomposition by epilithic and endolithic micro-organisms in salt-and freshwater. In: **Fossil algae**. Springer Berlin Heidelberg, p. 248-260, 1977.

SCHNEIDER, J.; LE CAMPION-ALSUMARD, T. Construction and destruction of carbonates by marine and freshwater cyanobacteria. **European Journal of Phycology**, v. 34(4), p. 417-426, 1999.

SHASHAR, N.; BANASZAK, A.; LESSER, M.; AMRAMI, D. Coral endolithic algae: life in a protected environment. **Pacific Science**, v. 51(2), p. 167–173, 1997.

SHASHAR, N.; STAMBLER, N. Endolithic algae within corals - life in an extreme environment. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 163, p. 277–86, 1992.

SOUZA et al. Ciclo do Carbono: Processos Biogeoquímicos, Físicos e Interações entre Compartimentos na Baía de Todos os Santos. **Revista Virtual de Química**, v. 4 (5), p. 566-582, 2012.

SPENCER, T., & VILES, H. Bioconstruction, bioerosion and disturbance on tropical coasts: coral reefs and rocky limestone shores. **Geomorphology**, v. 48(1-3), p. 23–50, 2002.

TITLYANOV, E. A. et al. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in reef corals *Porites lutea* and *P. cylindrica* and in their epilithic and endolithic algae. **Marine biology**, v. 155(4), p. 353-361, 2008.

TRIBOLLET, A. The boring microflora in modern coral reef ecosystems: a review of its roles. **Current Developments in Bioerosion**, 67–94, 2008.

TRIBOLLET, A., & PAYRI, C. Bioerosion of the coralline alga *Hydrolithon onkodes* by microborers in the coral reefs of Moorea, French Polynesia. **Oceanologica Acta**, v. 24(4), p. 329-342, 2001.

TRIBOLLET, A., GODINOT, C., ATKINSON, M. J., AND LANGDON, C.: Effects of elevated $p\text{CO}_2$ on dissolution of coral carbonates by microbial euendoliths, **Global Biogeochemical cycles**, v. 23, 2009.

TRIBOLLET, A.; ATTRILL, M. J.; LANGDON, C. Effects of elevated $p\text{CO}_2$ on epilithic and endolithic metabolism of reef carbonates. **Global Change Biology**, v. 2(12), p. 2200–2208, 2006a.

TRIBOLLET, A.; ATTRILL, M. J.; LANGDON, C. Endolithic microflora are major primary producers in dead carbonate substrates of hawaiian coral reefs. **Journal of Phycology**, v.42(2), p. 292-303, 2006b.

VILLACA, R.; CARVALHAL FONSECA, A.; JENSEN, V. K.; KNOPPERS, B. Species composition and distribution of macroalgae on Atol das Rocas, Brazil, SW Atlantic. **Botanica Marina**, v. 53(2), p. 113-122, 2010.

VOOREN, C. M. Photosynthetic rates of benthic algae from the deep coral reef of Curacao. **Aquatic botany**, v. 10, p. 143-159, 1981.

WANDERS, J. B. W. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles). I: Primary productivity in the coral reef. **Aquatic Botany**, v. 2, p. 235-270, 1976.

YAMAZAKI, S. **Endolithic microbes within calcium carbonate skeletons of reef-building corals**. 2010. 86p. Tese (Doutorado em Marine and Environmental Science) - Graduate School of Engineering and Science, University of the Ryukyus, Japão, 2010.

YAMAZAKI, S. S.; NAKAMURA, T.; YAMASAKI, H. Photoprotective role of endolithic algae colonized in coral skeleton for the host photosynthesis. In: **Photosynthesis**. Energy from the Sun. Springer Netherlands, 2008. p. 1391-1395.